植物栄養と微量要素

藤 原 彰 夫

Akio FUJIWARA

東北大学農学部

は じ め に

日本中が息苦しくなってきた。大気は汚染され、河、海は汚濁してゆくばかりである。人類は、石油、石炭、硫化鉄などを採掘し、燃焼して、エネルギーと人類に必要な資材を獲得しているが、これは物質酸化の反応の一方通行である。万物の酸化が人類の余儀なくされた運命であるかもしれないが、さりとていささか悲しい気もする。これに反して、自然における還元の方法は、硫酸還元菌、硝酸還元菌などの微生物の作用も大きいかもしれないが、何といても最大のものは、緑色植物の光合成作用である。

緑色植物による炭酸ガスから有機物への還元量は、海、陸を合わせて、炭素量で年間 1.35×10^{14} kg 前後と見積もられている。葉緑素を有する植物が必ずしもいわゆる高等植物ではないが、高等植物は概して光合成を行なっている。しかし、高等植物の生理についてはまだまだわかっていない点が多い。

植物の生育に必要な元素

植物がどんな元素を必要とするかは、砂耕法、水耕法が確立されて以来、C, H, O, N, P, K, S, Ca, Mg の元素のうちどの1つを除いても植物は完全に生育しえないことがわかり、この9元素が必要元素として確定された。また、このことは植物体にこれらの元素がかなり多量に含まれていること（表1参照）からも察しがつく。

Fe はこれらの元素に比べて植物体内の含有

量は低い。培地から Fe を欠くと植物が黄白色になるためかなり以前から必要な元素であると認められていた。

しかし、上記の9元素に比べると植物体中の Fe の含量は一桁も二桁も低い。このように必要量は微量ではあっても植物の生育に絶対に必要な元素がいくつかあるが、いつのまにかこれらの元素を微量要素 trace element と呼ぶようになってきた。微量要素を micro element という表現もあるが、これに対して前記の9元素は多量要素 macro element とも呼ばれている。

表1からわかるように、各元素の含有量は植物の種族によってある程度異なっている。またこの含量が植物の進化の指標となっていることもうかがえる。珪藻類は少し栄養要求が異なることも、カビ、細菌となるにつれてOが減り、N, Pが増加することも明らかである。しかしこれらの植物体中に含まれる元素が本当に植物の生育にぜひ必要であるかどうかを決定することは、かなりむずかしいことである。

必要な元素と認定する方法

分析化学の進歩の成果に伴って植物体中に含まれる元素の総数は増加するばかりである。しかし推理的な立場から厳密に言えば、地球上に存在する元素が1原子たりとも植物体中に入っていないといいきることはできないし、また鉄物、土砂の粉塵が植物組織の表皮につき刺さ

表 1 植物体における元素の含有量（乾物中 ppm）

	被子植物	裸子植物	羊 歯 類	珪藻を主とするプランクトン	カビ 類	細 菌
C	454,000	450,000	450,000	225,000	494,000	538,000
O	440,000	440,000	430,000	440,000	340,000	230,000
H	55,000	55,000	55,000	46,000	55,000	74,000
N	30,000	32,000	20,500	38,000	51,000	96,000
Ca	18,000	65,000	3,700	8,000	1,700	51,000
K	14,000	6,300	18,000		22,300	115,000
S	3,400	1,100	1,000	6,000	4,000	5,300
Mg	3,200	1,300	1,800	3,200	1,500	7,000
P	2,300	2,900	2,000	4,250	14,000	30,000
Cl	2,000		6,000		10,000	2,300
Na	1,200	340	1,400	6,000	1,500	4,600
Mn	630	330	250	75	25	30
Al	550	65		1,000	29	210
Si	200		5,500	20,000		180
Zn	160	26	77	2,600	150	
Fe	140	130	300	3,500	130	250
B	50	63	77		5	5.5
Cu	14	15	15	200	15	42
Mo	0.9	0.13	0.8	1	1.5	

って、いかに試料を洗浄してもとれないものが分析結果の含有量として現われないという証明はない。したがって巨視的にいえば、地球上に存在する元素のすべてが植物体中に存在しているという可能性がありうる。

その植物体中に含まれた多くの元素のうち、どれが植物の生育に絶対必要で欠くべからざるものであるかという認定条件は以前よりいくつか提出されている。そして一般には 1) その元素を欠如した培地に栽培すると植物は正常な生育をとげることができないし、また life cycle を完了することもできないが、適当な濃度でこの元素を供給すると正常に生育し、life cycle も完了しうるものであること、また 2) その元素が分子の構成成分である essential metabolite を分離証明することが必要条件であると認められている。

しかしこのほかにも認定条件については数多く意見があり、実際に適用してみるとかなりむずかしい。1) についても、ある元素が他の元素の有害作用を抑制、消去する場合はどう考えるべきか、2) についても、essential metabolic reaction のバイパスを生ずるような物質を与えたときはどうか、ということになる。このように必要であるかどうかという点もつきつめてゆくとかかなり問題があるが、それも 1 つには化学と生物学にまたがった精密な実験法にかかってくる。

微量要素とは

表 2 からわかるように生物の種類によって微量要素の要求が異なっている。Cu, Fe, Mn, Zn などは細菌から哺

表 2 微量元素の必要性

	細 菌	カ ビ	藍 藻	緑 藻	被 子 物	昆虫類	哺乳類
B	e?	e?	e?	E	E		
Cu	E	E	E	E	E	E	E
Fe	E	E	E	E	E	E	E
Mn	E	E	E	E	E	E	E
Mo	I(V)	E	E	e	E	E	E
Zn	E	E	E	E	E	E	E
Co	e	e	E	e?	e?	E	E
V	I(Mo)	e	e?	e			
Mg	E	E	E	E	E	E	E
Ca	I(Sr)	I(Sr)	E	E	E	e	E
K	I(Rb)	E	e	I(Rb)	E	E	E

E : たぶん全種族にとって必要であると確認されたもの。
e : 数種の生物にとって必要であるが全種族にとっては必要でないもの。
I : () 内の元素で代置しうるもの。

乳類にいたるまで普遍的に要求されているが、Mo については他の元素である程度代置されうるものであり、B にいたっては実験法がむずかしいためか微生物における要求は確定されていない。

高等植物の代表とみなされる被子植物については、前に述べた認定条件に従って必要不可欠と認められた微量要素は B, Cu, Fe, Mn, Mo, Zn の 6 種である。Cl も必要ではあるが、普通は微量要素には入れない。

緑藻においては B, Cu, Fe, Mn, Zn が必要なことは確認されたが Mo には問題がある。それは、Mo は硝酸還元酵素の成分で、NO₃-N を供給する場合においてのみ Mo は必要元素となるからである。筆者は *Scendesmus* を用いて Mo の影響をみたことがあるが NO₃-N を窒素源とした場合、Mo を欠如するとこの緑藻はただちに分裂をやめてついには壊死の状態におち入ってしまう。しかし、NH₃-N や尿素を窒素源として与えると Mo はなくても正常な生育をする。ここでは必要性という表現の点で問題が生ずる。

微量要素の欠乏症状

生物に必要な他の元素を十分に供給して、ある元素だけを欠如した場合は典型的な欠乏症状が見られる。しかし圃場や自然環境のなかでは他の元素欠乏、過剰症状と重なり、さらにウイルス、細菌などによる病害においても似た症状を呈することも多いので事態は複雑である。

一般には微量要素の欠乏症状は萎黄あるいは黄化現象 chlorosis を伴っている場合が多く、ときには壊死現象 necrosis も現われる。ひとくちに chlorosis といっても、それはいろいろな形で現われる。葉における黄化部の色の彩度、明度、色調や緑色部との境界が不明確なのや明瞭な境界線を持つものなど、さらにこれに葉縁、葉脈、葉肉に necrosis を伴うものなどが区別の要点であり、あるいは表面から見ると異状がないが割ってみると黒褐色に変化していることもある。

欠乏症状の出方は複雑でかなりの経験者でないと推定はつかないが、おおよその基準と思われるものを次に述べる (写真参照)。

マンガン：

筆者の研究室での実験によると、Mn 欠乏の場合は葉緑体の生成とその機能が阻害されている。したがって、葉脈間に chlorosis を起こすが、その状況はとくに体内

写真 微量元素欠乏の影響 (トマト)

① 完全区	⑤ Cu 欠乏区
② Mn 欠乏区	⑥ B 欠乏区
③ Zn 欠乏区	⑦ Mo 欠乏区
④ Fe 欠乏区	

(いずれも水耕法による)

の酸化還元電位と Fe の量に関係する。Fe が過多で酸化還元電位の高い場合に Mn 欠乏症が出やすい。Fe と Mn は拮抗作用を持っている。

柑橘、ナシ、モモ、リンゴ、ブドウ、スモモ、サクランボなどの果樹では葉の中肋や側脈を残して葉身内に淡黄緑色部ができて斑入状となるが、この黄化部は Zn や Fe 欠乏ほど鮮明ではない。欠乏がひどくなると葉の褐色部は枯死してゆく。大豆やそ菜にも現われるが、ほとんど同じ症状である。大麦、裸麦などでは一般に下葉から葉色がうすれ葉脈間がとくに黄色となり葉脈が緑色の縞として残る。これが進むと葉脈間は褐色の条斑または褐斑の連続となって褐線萎黄病と名づけられた生理病として現われる。

この欠乏症は土壌中の Mn の不溶性が主な原因であろう。中性 (pH 6.5 以上) の土壌で酸化還元電位の高いところでは必ずといってよいくらい出る可能性がある。外国でもエンバクの grey speck, サトウキビの pahala blight, テンサイの speckled yellows, エンドウの marsh spot などは Mn 欠乏症である。

亜 鉛：

Zn 欠乏は蛋白合成が阻害されオーキシン代謝も異常を呈するので枝は正常に伸びず短小で節間がつまりロゼット状となり花止りは不良となる。また葉の脈間が黄白色になり中肋、側脈を残して鮮明な斑入となる。なお鏡検すると葉緑体は崩壊している場合が多い。これは蛋白合成の阻害が原因であろう。柑橘では斑葉病という名がついている。リンゴでは小葉病、ロゼットといわれている。麦類では褐色の斑点を生ずる。遠くからみると背が低く下葉が褐色に見える。稲にも出るがほとんど同じ症状である。

欠乏症状は砂質土壌によく現われ反応が中性に近い場合が多い。蛇紋岩、かんらん岩土壌に多く現われ、Ni 過剰症がこれに関係してくる疑いがある。また Zn 欠乏症は気象条件によって出やすいことがあり、日本でもオーストラリアでも日照の強い枝に出やすい。外国で果樹の little leaf, rosette, mottle leaf, アブラギリの bronzing, トウモロコシの white bud といわれているのは Zn 欠乏の生理病である。

鉄：

酸性土壌の多いわが国では Fe 血乏は比較的少ない。しかし石灰を施用しすぎると現われることがある。また

磷酸を多用するときも軽度の Fe 欠乏を起こしやすく、Mn 過多になっても出ることが多い。

果樹の場合は葉の中肋、側脈のごく細い部分を残して全面的に美しい黄白化を呈する。そ菜の砂耕においては培養液の pH 調整を誤ったり、砂礫に石灰岩質のものをを用いるとしばしばこのような美しいとさえいえる黄白化をひき起こす。陸稻では“雨焼け”と称する過湿の害でも起こり、Cu 過剰でも起こりやすい。

銅：

日本では Cu 欠乏はあまり知られていなかったが近年、畑地では各地に発見されるようになった。

Cu が欠乏すると果樹類では芽の発生、展開が阻害されてロゼット状になる。麦類では Cu が欠乏すると新葉は水引きのように細くなって伸長、展開が阻止される。穂も同様に伸び悩み、穂が完全に止葉から抽出しない。またかりに抽出しても穂が曲がり不稔となる。開拓地などでエンバクが白化することもある。外国では果樹の exanthema, die-back といわれ、開墾地作物に出る reclamation disease も Cu 欠乏症であることが知られている。

硼 素：

B 欠乏は果樹、そ菜などに広く出現する。B が欠乏すると枝の生長点が枯れて腋芽も枯れてしまう。ハウレンソウなどのそ菜も生長点が枯死してロゼット状になる。一般に葉は厚く巻き気味となり葉柄はもろくなる。柔軟細胞組織の破壊も認められ、黒褐色を呈することが多い。ダイコン、セロリなどの芯枯れといわれるものの多くは B 欠乏の極端な場合が多い。

B はまた花粉の発芽を促進し受精作用に関係が深いので、欠乏すると不稔あるいは結実不良となる。ナタネで B 欠乏になると花穂が短くなり、花は早く落ちて不稔となる。リンゴでは縮果病 internal cork といわれ果面に暗褐色の枯死部を生じ、また果肉には褐色のコルク化状部が現われる。ブドウは花の受精時に B を多量に要求するが、欠乏すると実止りは悪くなって、無核の小粒がついたり、俗に“あん入り”といわれて外観は大差ないが果肉の中心が褐変したりする。はなはだしい欠乏のときは梢の伸びがとまり、節間はずまって花芽が退化して俗に“エビ”といわれる症状が現われる。

B 欠乏症は本質的に B 含量の低い土に起こりやすくまた石灰を多用してもおこりやすい。細胞が壊死して褐変

する症状はポリフェノール系酸化酵素に関係あるらしく、また細胞壁の変形もあるので石灰との生理的関連も考えられる。外国では根菜の heart rot, brown heart, アカカブの canker, internal blackspot, ハナヤサイの brown-ing, ミツバの cracked stem といわれるものはみな B 欠乏症である。

モリブデン：

外国ではしばしばコップ状葉 cupping, 鞭状葉 whip-tail leaf, 脈間黄化葉 intraveinal mottling が報告されているが、幸いにも日本ではまだ明らかな欠乏症状は認められていない。ただ故 山崎 伝によると東海近畿農試の圃場において Mo の施用によって小松菜、水稻、ダイコンで増収を認めたというので、あるいは Mo 欠乏土壤があるのかもしれない。

オーストラリア、ニュージーランドでは土壤が酸性になると Mo が不溶化して豆科牧草の窒素固定力が低下するので石灰で中和するのだといって、微量の Mo を施用することで石灰使用量の節約ができるといっている。

日本で発見された微量元素欠乏症

日本では台風により海水が全土に降りそそいだり、また温度、湿度が高いので岩石の風化が強く進行して微量元素の供給量が多く、そのため微量元素欠乏症は起こらないと一般に考えられてきた。しかし日本でもこれらの欠乏症は古くからあった。B については平井敬蔵の研究があるが、日本の現地圃場においての作物の微量元素欠乏症状の発見と確認については田中彰一（昭和 16～17 年ころ）の柑橘に関するものがその最初の 1 つである。田中は静岡県産の柑橘において葉が細くなり鮮黄色のはっきりした斑葉となる現象を認めて、米国における記載から Zn 欠乏症状と推定した。また比較的輪郭のはっきりしない黄色の斑葉となる現象は前者とは本質的に別なものであり、これを Mn 欠乏症と認定した。このほかにあまり強い斑葉症を示さずとくに葉尖にむけて葉片が黄化する現象が認められて、これは珪岩などを母岩とする地区に多発するところから Mg 欠乏と推定した。今日の研究結果からみてこれらの微量元素欠乏症はほぼ当たっているとみてよい。

また当時和歌山、愛知県農事試験場に在任した塩谷惣次は柑橘の Zn 欠乏症状が Ni 過剰症状に関連深いことと Ni 含量の高い蛇紋土壤に出やすいことを示唆した。

筆者もこの問題を取り扱ったことがあるが Ni 過剰症状の chlorosis はやや黄白化といえるのに対して、Zn 欠乏はやや黄化の傾向が強いようでありその差はまだ明らかにされていない。

戦中、戦後のころは肥料の欠乏、表土の剥奪などの現象が重なってほとんどの植物養分欠乏症が起こっていたたとえば戦後、大麦の葉に数珠玉のような斑点が確認されこれが Mg 欠乏症であると認定されたが、戦前にもこれらの現象はあって農業技術者の間では大麦の葉は春このようになるものだと思われていたこともあった。

田中は柑橘におけるたいの微量元素の欠乏症状を認めたがただ Cu のみは確認されなかった。さてその Cu についても、戦後、各地で欠乏症状が発見された。ことに興味をひくのは岩手県胆沢の大麦の Cu 欠乏症状である。これは岩手県農業試験場の黒沢順平を中心とする研究グループによって確認されたものであるが、大麦が出穂時に完全に出穂せず穂首が曲がり不稔になる現象であった。この症状は筆者の研究室で水耕で出していた Cu 欠乏に似ていることと、現地における観察で圃場を斜めに横切っていた電話線の下だけは正常に稔実している現象から農試グループは Cu 欠乏症と判断し、硫酸銅液を散布したところ完全に治癒して現在は見られない。今、現地をたずねてもこの典型的な Cu 欠乏症が見られないのはちょっと淋しいような気がするといったらしかれるだろうか。

ちなみに柑橘の Zn 欠乏症も近ごろは全然認められない。これは硫酸銅剤に硫酸亜鉛を加用する習慣ができたことが原因の 1 つであるが、薬剤噴霧に際して噴霧器の部品に真鍮が使われそれから溶出する Zn で充分であることによる。このことは電話線から溶出・滴下する Cu で治癒する現象とともに微量元素の要求の量の概念をつかむのに適当である。

Zn 欠乏症は岩手県南の陸稲に発見された。褐点が多く遠方からは褐色葉ばかりに見える。Cu をかけても治癒せず初めはわからなかったが、Zn 欠乏とわかってから治癒は簡単になった。千葉県では貝殻の入った土壌の水稻にも出るらしい。Zn 欠乏は日本だけでなくセイロン方面の水稻にも出ている。

ちょっと話の方向を変えてみよう。滋加県甲賀郡は忍者の里として著名であるが、行ってみると山間のまこと

に住みよさそうな土地である。しかしここで牛を農作業に使役すると食欲不振で瘠せてくる。これを「喰わず病」といって、この病気はかなり難題であったが三重大学の岩本喜一の研究結果から意外にも牧草中に B_{12} が不足することに起因することが判明した。それはこの付近は花崗岩土壌で一部に微量の F が残っていて、そのため B_{12} を合成する菌が死滅してしまうためであることが証明された。 B_{12} あるいは Co の欠乏がかなりの程度にこのように自然界に存在することは興味がある。この「喰わず病」はストマイ粕を与えることによって完治する。今まで気がつかずに妙な病気だとか、癖がついたとかいっていたものが微量要素欠乏だったということも多い。

呼吸と微量元素

呼吸という生体内酸化還元反応において、微量重金属要素の関与ということは忘れることができない。高等植物から Cu および Fe を含む呼吸や光合成に関連ある酵素あるいは金属蛋白質は数多く分離されている。主なものを表 3 に示す。

チトクローム：

この酵素はヘム酵素であって高等植物に広く存在している。植物ミトコンドリアに局在して、ほぼ次のような順序でフラボプロテイン系に連なりクエン酸回路の進行に伴って生成される還元ピリジヌクレオチドやその回路上のコハク酸を酸化する系を形成する（右段上図）。

このほかに高等植物のフラボプロテイン脱水素酵素に

関してはまだよくわかっていないが、動物のそれはいずれも Fe を含むことが明らかにされている。

水稻の「秋落ち」を起こす原因の 1 つとして「根腐れ」があげられているが、その原因は SO_4 の還元による H_2S の発生にあるといわれている。これはこれらの鉄タンパク系における Fe に対する H_2S の影響とされている。 H_2S 発生を防止するために農業技術として含鉄資材の施用が指導されてきたが、最近は同じ考え方を田子浦のヘドロの処理に適用してヘドロからの H_2S 発生を防止するために鉄屑を施用しなければならない皮肉な破目になっている。

チトクローム酵素系にとっては Fe とともに Cu が大きい問題となってくる。ウシの心筋から抽出された酵素活性の高い純品についてはヘム Fe と Cu の比は 1：1 であり、他のすべての Cu 蛋白質系中の Cu と異なってシアンによる透析を受けず、蛋白に強く結合していることを示している。Cu が酵素活性に直接関連があるかどうかはまだ完全に解明されていないが、筆者の研究室で堤道雄は Cu 欠乏培地で大麦を育成して酵素活性の変化を調べて、単純なヘム Fe 酵素であるカタラーゼの活性も多少低下するがチトクローム酸化酵素活性はさらに著しく低下してくることを見いだした。この点からわれわれは Cu が直接的にチトクローム酸化酵素の活性発現に関与していると考えている。

カタラーゼ、パーオキシダーゼ：

これらはヘム Fe 酵素であって、植物体内においてキサンチン酸化酵素などの作用によって生体内に生ずる可能性のある H_2O_2 の分解にあずかる。カタラーゼは細胞内光合成器官である葉緑体にも存在し、これが直接に O_2 放出反応にあずかるとも考えられるが、田宮博はカタラーゼはシアン阻害を受けるがヒル反応における O_2 放出はシアン阻害を受け

表 3 呼吸および光合成に関与する酵素および金属蛋白質

蛋白質	分子量	金属	金属分子 分子	生物活性
チトクローム a	110,000	Fe	1	チトクローム c 酸化
		Cu	1	酵 素 成 分
チトクローム a_3		Fe		酵 素 成 分
チトクローム b	28,000	Fe	1	呼吸電子伝達
チトクローム b_0		Fe		光合成電子伝達
チトクローム c	13,000	Fe	1	呼吸電子伝達
チトクローム f	110,000	Fe	2	光合成電子伝達
カタラーゼ	250,000	Fe	4	$2\text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$
ペロキシダーゼ	44,000	Fe	1	$\text{H}_2\text{O}_2 + \text{H}_2\text{A} \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{A}$
フェレドキシン	13,000	Fe	2	光合成電子伝達
チロシナーゼ	100,000	Cu	3~4	モノフェノール酸化
ラッカーゼ	120,000	Cu	4	パラフェノール酸化
アスコルビン酸オキシダーゼ	150,000	Cu	6	アスコルビン酸酸化
プラストシアニン	21,000	Cu	2	光合成電子伝達

ない点からみて、 O_2 放出に働いているのではなく炭酸ガスに由来する被還元物質がないときに生成されると思われる H_2O_2 の処理に関係するものと結論している。この際カタラーゼはいわば生体防衛反応にあずかるものという。しかし呼吸などの通常の代謝過程にどう関与しているかはまだ完全には解明されていない。

銅酸化酵素：

表 3 に示した 2 つのフェノラーゼとアスコルビン酸化酵素 (AAO) とが植物体中に存在することは古くから知られており、呼吸の末端酸化酵素としての役割が推定されていた。しかしこれらの酵素は細胞の損傷によってはじめて接触反応するといわれているので、殺菌作用のあるキノンを生成し組織を保護するものともいわれている。AAO は CO による阻害を受けにくい、植物は一般に CO に安定な呼吸部分が存在しているので、この酵素の呼吸への参加が強く示唆されている。

いずれにせよ、これらの銅酵素はチトクローム酸化酵素とは異なり、酸素親和力が植物組織自体よりも低いことや、基質酸化との共役によるエネルギー転換作用がはっきりしていないことから、植物の細胞呼吸の関与の度合はチトクローム酸化酵素より低いとしてよいだろう。

光合成と微量元素

葉緑体部分に比較的高濃度の Fe と Cu が存在することは以前から知られており、ことにこれらの元素を欠くと前述のごとく chlorosis をひき起こす点からも、光合成におけるこれら元素の重要性が示唆される。これらの Cu, Fe 蛋白質は図に示したような形で光合成の電子伝達に関係してくるという。

葉緑素分子に対するこれら蛋白質態で存在する金属原子は、いずれも 300~400 : 1 であるといわれているが、Anderson は葉緑体中の全金属含有率の原子比は

$Mg : Mn : Fe : Cu = 100 : 137 : 416 : 188$ といっている。Mg を葉緑素そのものとみなせば Fe, Cu とともに上記の特定の蛋白質中に含まれる量は葉緑体中の全 Fe, 全 Cu の半量以下である。Katoh も葉緑体中の plastocyanin の Cu は全 Cu の半分といっており、まだ Cu, Fe の全機能は明らかでない。

Mn, Zn については葉緑体での濃縮はみられないが、Possingham はトマト葉緑体について調べ、くり返し洗浄しても Mn は容易に除去されず、Mn 欠乏の葉緑体に Mn^{2+} を加えてもヒル反応活性は回復しないので、Mn は葉緑体構成成分としてヒル反応に関与しており、遊離 Mn^{2+} が重要なのではないといっている。Cl も同様にヒル反応活性に関係があるということになっている。

Zn については炭酸脱水素酵素が葉緑体の Zn 蛋白であるといわれている。

生化学反応の能率と微量元素

微量元素の欠乏した水稻を栽培して、その葉片を用いて堤道雄が呼吸と光合成を測定したことがある (表 4 参照)。この結果をみると呼吸率は必ずしも低下を示さないし、Mn 欠乏ではむしろ明らかな増加をみせている。これに反して光合成率はいずれも顕著な低下をみせている。ただ Fe 欠乏の場合のみは葉緑素当りの光合成率はあまり低下していない。このことは Fe 欠乏においては葉緑素の生合成が抑制されるが、Fe の関与する種々の光合成反応機作の抑制は非常に少ないことを示している。鏡検してみても葉緑体の形は正常で、その中に含まれる葉緑素の量の少ないことがよくわかる。これに反して、Cu, Zn, Mn 欠乏の場合は、葉緑素含量の低下よりも光合成能の阻害のほうが強い。

Mn 欠乏に際して光合成が大きく低下しているにもかかわらず呼吸の高まっていることは、クエン酸回路など

表 4 微量元素欠乏における呼吸および光合成の変化 (水稻)

葉	呼 吸 率		光合成率 (O_2 固定) 相対値	
	mg 固定乾物当り	mg 蛋白質態酸素当り	乾物当り	葉緑素当り
完 全	2.58	69	100	100
-Fe	2.68	69	51	92
-Mn	4.35	113	36	57
-Zn	2.87	101	38	55
-Cu	2.37	—	62	79

における Mn の要求が, Mn 欠乏条件にでも光合成系に先だって充足されていることを思わせる。

Zn 欠乏では後述のように体内の蛋白質濃度が著しく低下するが, 蛋白当りの呼吸率は高くなっている。これは呼吸酵素蛋白質は呼吸率を規制するにいたるまでには減少していないのではあるまいか。

蛋白質および核酸代謝と微量元素

蛋白合成を著しく阻害するものは Zn 欠乏である。堤によると Zn 欠乏の大麦は溢泌現象を起こして傷口に白い結晶を着生するが, これは大部分グルタミンおよびグルタミン酸である。同時に体内の蛋白質含量は低下し, 水溶性窒素とアミド含量が著しく増加する。しかし正常葉と欠乏葉との間で遊離アミノ酸類の定性的組成の差はみられず, Zn 欠乏はアミノ酸から蛋白合成段階を阻害するものとみられる。Zn 欠乏がトリプトファンやインドール酢酸合成を阻害するとの報告もあるし, Zn 欠乏植物の RNA 分解酵素の活力が高いという報告もあるので, 蛋白合成阻害は本質的にはこれらに関係するものかもしれない。また RNA 分子の立体構造の維持に金属原子が必要であるとの説もあるので, Zn がその位置に当たっているのかもしれないとの想像もできる。

Zn 欠乏植物中に集積されるグルタミンの量は著しく多く, その反応にあずかるグルタミン酸脱水酵素は Zn 蛋白といわれている。筆者の研究室で現在, 三枝正彦が NAD と NADP を補酵素とする 2 種のこの酵素が植物体中に存在し, いずれも Zn に関係があることを研究中である。

硝酸還元酵素と Mo の関係も明らかであり, 硝酸を亜硝酸に還元する反応は Mo を含むフラボプロテインに触媒される。

おわりに

公害の筆頭にあげられる Cu, Zn などの元素類が, 植物の生育に必要な欠くべからざるものであることは皮肉のような気もする。

最近 30 年間の植物生理学研究のなかでとくに著しく進歩したのは, 1) 微量元素, 2) 光合成, 3) 生長素の 3 つであると筆者は考えている。微量元素のごとく無機化学から生化学, 生物学, 農学まで, 広い基盤の上に立った課題も珍しいし, またこれらの関連学問の進歩な

くしては一步も進めないものである。

新しい微量元素を発見, 確定するためには, 1) 地球化学, 無機化学, 物理化学の各方面より必要元素を推定する, 2) その元素についての分析化学よりの培地の精製の問題を解決する, 3) 各種の生物についての飼養, 培養, 栽培をくり返して生物学的検討を加え, その元素の生理学的意義を解明する, 4) 生化学の方面からその元素を含む代謝過程を明らかにする, ことが必要である。その結果を実地に飼養学, 栽培学に応用して, 人間の生活を豊かにし, 地球上の自然を維持するのに役立たせるべきであろう。

ことに作物栽培において施用される肥料が, 過磷酸石灰のように夾雑物の多い磷鉱石に夾雑物に富んだ硫酸を加えて作られたものが主であった時代には, 夾雑物からかなりの量の微量元素が期待された。しかし尿素や磷安のように化学用純品としても通用するような空中窒素を固定した肥料が中心となった今日では, 微量元素はその供給路を絶たれて, 今日ではともあれ将来は人間の生活に要する資材の獲得という古い観念の農業の見地からだけではなく, 地球上の自然の維持という大きい問題に暗影を投げかけることになる。

引用文献は数多くてあげないが, 次のものが主な参考になる。

- C. A. Lamb, O. G. Bentley and J. M. Beattie: Trace Elements (1966).
H. J. M. Bowen: Trace Elements in Biochemistry (1966).
V. Sauchelli: Trace Elements in Agriculture (1969).
堤道雄: 微量元素を巡る諸問題—特にその生理的役割について—, 日本土壤肥料学雑誌, 39, 179~186(1968).
三井進午, 今泉吉郎: “原色図解—作物の要素欠乏—診断と対策”(1958).

生物化学実験法/C. 蛋白質研究法

1. 高次構造の化学的研究法
柴田 和雄 680 円
2. 蛋白質の分子量・分子形
林 勝哉 680 円
3. 蛋白質の電気的性質
林 勝哉 680 円
4. 蛋白質の旋光性 —ORD と CD—
浜口浩三・武貞啓子 800 円

《目録進呈》

東京都文京区 振替 東京 59964
本郷東大橋内 東京大学出版会 電話 811-8814